ANATOMISCHE

UND

PALAEONTOLOGISCHE ERGEBNISSE

VON

C. HASSE

O. Ö. PROFESSOR DER MENSCHLICHEN UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE
AN DER UNIVERSITÄT BRESLAU.

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS OF ENGLAND

MIT ZWEI TAFELN IN LICHTDRUCK UND ELF HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

WILHELM ENGELMANN.

1878.

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

I.

Ueber den primären und sekundären Wirbel der ausgestorbenen Reptilien.

Das Studium der Morphologie der Reptilien sowohl der lebenden, wie der ausgestorbenen wird von Jahr zu Jahr mit steigendem Eifer betrieben. Wie könnte es auch anders sein? Bieten sich doch unter den fossilen Repräsentanten, deren Zahl durch die so überaus interessanten Funde der Neuzeit in Südafrika (Dicynodonten), in Amerika (Eosaurus, Odontornithen), in Deutschland (Aetosaurus und Archaeopteryx) erheblich gestiegen ist, so überraschende Verhältnisse dar, dass sich allmählig in stammesgeschichtlicher Beziehung Räthsel auf Räthsel thürmt. Zeigt doch jeder neue Fund Organisationen, die den jetzt lebenden Reptilien mehr oder minder fremd sind, so dass man bei den südafrikanischen Sauriern sogar von Säugethiermerkmalen zu reden vermochte. Es ist nothwendig das sich allmählig vergrössernde Chaos zu ordnen und den rothen Faden, der sich durch das Ganze hindurchziehen muss, zu finden. Man muss eine Basis für das Verständniss dieser heterogenen Formen aufsuchen. Wollen wir nicht in systematischer Detailbetrachtung untergehen, so ist es durchaus nothwendig, die Frage zu beantworten, in welchem Verwandtschaftsverhältniss stehen die mannigfaltigen ausgestorbenen Reptilformen zu den jetzt lebenden, haben sie gemeinsame Ausgangspunkte in der Classe der Reptilien selber, oder der Amphibien, und wenn nicht, wo und mit welcher Organisation sind dann die Voreltern zu finden?

Solche Fragen lassen sich wesentlich nur durch die Entwicklungsgeschichte entscheiden, und so glaube ich denn keinen Fehlgriff gethan zu haben, wenn ich die Wirbelsäule zum Vorwurf eingehender Untersuchungen nahm, um so weniger, weil es der einzige wesentliche Bestandtheil des Körpers ist, aus dessen Bau sich sichere Schlüsse auf die Entwicklungsgeschichte des Axenskelettes der fossilen Reptilien machen lassen.

Die Beobachtungen sind, so ausgiebig und in so überaus freundlicher Weise ich auch von den deutschen, schweizerischen und österreichischen Paläontologen unterstützt wurde, durchaus nicht abgeschlossen und entscheidend, allein ich glaube, sie könnten doch eine Anregung zu weiteren Forschungen auf diesem Wege und auf diesem schwierigen Gebiete geben, und das möge man in ihnen finden und danach sie beurtheilen. Es soll nur ein erster Versuch zur Lösung der Frage nach der Stammesgeschichte der Reptilien sein.

Folgende Sätze möchte ich als die Quintessenz des Kommenden an die Spitze und zur Discussion stellen:

Ichthyosaurus und mit der grössten Wahrscheinlichkeit auch Eosaurus repräsentiren einen Entwicklungstypus, der auch der unserer jetzt lebenden Amphibien und Saurier ist und seine Basis vor allem in den Derotremen findet.

Nothosaurus, Plesiosaurus, sowie unter den Ornithosceliden, Thecodontosaurus, und wahrscheinlich auch die Dicynodonten repräsentiren einen zweiten Entwicklungstypus, der sich nicht in direkter Linie von dem ersten herleiten lässt, sondern seine Wurzel in ausgestorbenen Amphibien mit amphicoelen Wirbeln hat, die mit Bezug auf die Grundelemente des Axenskelettes noch niedriger standen, als die jetzt lebenden Kiemenlurche. Aus dieser Stammform mag sich auch der erste Typus entwickelt haben.

Es existiren also keine direkten Verwandtschaften zwischen den genannten ausgestorbenen Reptilien und den jetzt lebenden Sauriern und ebenso wenig den jetzt lebenden, höheren Amphibien.

Da die Abspaltung der beiden Typen bei den tiefst stehenden Familien der Amphibien vor sich gegangen ist, so erklärt sich damit das frühe Auftreten der Reptilien im mesozoischen Zeitalter.

Von den beiden Typen bewahrt der zweite, der älteste, am ausgeprägtesten die allgemeinen Merkmale der Tectobranchii (geringe Entwicklung der skeletogenen Schicht um die chorda dorsalis), während der erste und jüngere, zugleich lebenskräftigste durch stärkere Entwicklung skeletogener Massen eine Weiterbildung dokumentirt.

In den Arbeiten Gegenbaur's[1]) liegt, abgesehen von älteren Detailarbeiten, der

1) Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien. Halle 1861. — Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaer naturw. Zeitschrift Bd. III. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Leipzig 1862.

Grundstein des Gebäudes der Entwicklung der Wirbelsäule in der Thierreihe und muss bei den kommenden Ausführungen auf diese besondere Rücksicht genommen werden. Auf ihm weiter bauend hat namentlich auch Götte[1]) die erste Entwicklung des Axenskelettes der uns vor allem interessirenden Amphibien und Reptilien in Betracht gezogen und ist dabei zu Resultaten gekommen, die theilweise den Annahmen Gegenbaur's und der älteren Autoren, vor allem mit Bezug auf die Bildung des sekundären Wirbels, widersprechen, die Grundvesten des Gebäudes jedoch unangetastet lassen.

Ich freue mich, dass ich bezüglich der Entstehung des unmittelbar um die Chorda gelagerten, bei den lebenden Amphibien als sekundärer oder intervertebraler Wirbel bezeichneten Theiles des Wirbelkörpers die Ansichten beider Forscher als berechtigt hinstellen kann. Die Annahme Gegenbaur's ist berechtigt für die Repräsentanten der zweiten Entwicklungsreihe, während Götte's Anschauung meiner Ueberzeugung nach, die theils auf Fortsetzungen früherer Untersuchungen[2]), theils auf begonnenen Beobachtungen meines Assistenten Herrn Dr. Fick fusst, für die erste Reihe Gültigkeit hat. Uebrigens möchte ich dabei hervorheben, dass mein verehrter Freund Gegenbaur seine Ansicht mehr als Hypothese, denn als Ueberzeugung hinstellt.

Gegenbaur vermuthet bekannter Maassen, dass die Bildung des sekundären, vom Intervertebralraum und dessen Gewebe aus sich differenzirenden Wirbels von den Basen der Neur- und Haemapophysen ausgehe, während dagegen Götte denselben bei den lebenden Amphibien und Reptilien als selbständige Bildung des Zwischenwirbelgewebes, ohne Zusammenhang mit den Bogen auffasst. Ohne der Frage nach der Art der Entstehung der Bogen, deren Lösung meiner Ueberzeugung nach mehr im Sinne der älteren Embryologen, als in Götte's zu suchen ist, an dieser Stelle näher treten zu wollen, schliesse ich mich für Ichthyosaurus, die lebenden Amphibien und die Saurier der eben erwähnten Ansicht Götte's an, während ich noch einmal ausdrücklich hervorhebe, dass die Auffassung Gegenbaur's eine gewisse Berechtigung für Nothosaurus, Plesiosaurus und Thecodontosaurus hat. Dasselbe scheint dann auch nach den alsbald ausführlicher zu betrachtenden Abbildungen R. Owen's[3]) für die Dicynodonten, seine Theriodonten zu gelten. Leider sind mir bisher sowohl Odontornithen, als Pterodactylen unzugänglich gewesen, es wäre aber von der allergrössten Wichtigkeit, die Wirbel sowohl dieser, als der anderen ausgestorbenen Reptilien auf das zu schildernde Verhalten zu prüfen.

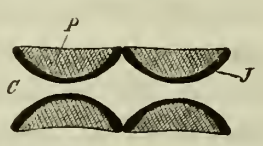
---

1) Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus.) Leipzig 1875.

2) Anatomische Studien. Bd. I. Leipzig, Engelmann 1873—76.

3) Catalogue of the fossil Reptilia of South-Africa. Taf. XXXV Fig. 3, Taf. LXX Fig. 2. — Quarterly Journal of the geological society. Vol. XXXII Pl. V Fig. 9.

Betrachten wir nun zunächst das Bild eines in dorsoventraler Richtung durch die Mitte eines Wirbels von Ichthyosaurus geführten Längsschnittes (Taf. I Fig. 1 u. 2), welches, so weit ich aus den Abbildungen schliessen kann, da es mir trotz wiederholter Bitten nicht vergönnt war, in den Besitz einer Photographie oder getreuen Skizze zu gelangen, durchaus mit dem eines in derselben Weise von Marsh durchschnittenen Wirbels von Eosaurus übereinstimmt, so fällt auf den ersten Blick die allgemeine Aehnlichkeit mit dem Längsschnitte eines amphicoelen Urodelenwirbels in die Augen.



Senkrechter Längsschnitt durch Urodelenwirbel.
C Chordaraum. *P* Primärer *I* Sekundärer oder Intervertebralwirbel.

Ganz das Gleiche ist der Fall mit dem von R. Owen [1]) vorzüglich abgebildeten Längsschnitt von Anthodon serrarius. Hier wie dort sieht man die Wirbelhöhlung, die Wand des Chordaraumes, von einer besonderen Substanz *I*, die vorläufig als sekundärer Wirbel bezeichnet werden mag, gebildet, während die Hauptmasse des Wirbels sich aus dem vorläufig als Primärwirbel *P* zu bezeichnenden Gewebe aufbaut. Auf die Formunterschiede ist ja, wenn sich sonst die vollkommene Homologie durchführen lässt, kein besonderer Werth zu legen. Sie beruhen wesentlich auf der geringeren Entwicklung des Längsdurchmessers, gegenüber dem Höhendurchmesser bei den ausgestorbenen Reptilien und auf dem Ueberwiegen des Längsdurchmessers bei den Amphibien. Der Grund dieser Erscheinung ist das schnelle Vordringen des sich differenzirenden primären Wirbels (*P*) gegen die Mitte der Chorda, welches die totale Einschnürung derselben im Wirbelcentrum der Reptilien zur Folge hat. Bei den anderen Amphibien schreitet dieser Process bekanntlich weniger weit vor, und somit persistirt die Rückensaite bei diesen Thieren.

Zuvörderst ist nun der Beweis zu führen, dass die die Wirbelhöhlung bekleidende und den centralen Chordakanal erfüllende Masse (Taf. I Fig. 1 u. 3) wirklich der sekundäre Wirbel ist, denn die äusseren Merkmale, die engen, unregelmässigen Maschen des Knochengewebes, gegenüber den weiten und ziemlich regelmässig in longitudinaler Richtung verlaufenden des Hauptbestandtheils des Wirbels sind nicht ohne Weiteres ein Beweis für die Homologie. Dieser muss zuerst in dem feineren Bau des Gewebes gesucht werden, und da ist es vor allen Dingen nöthig, die Identität der Struktur der

1) l. c. Taf. LXX Fig. 2.

als Intervertebralwirbel gedeuteten Masse mit der des wirklichen, bei lebenden Thieren auch in seiner Entwicklung gekannten, nachzuweisen. Dies gelingt nun allerdings mit grösster Leichtigkeit durch die mikroskopische Analyse der Dünnschliffe, die ich mit Hülfe der geschickten Hände von Voigt und Hochgesang in Göttingen in reichlicher Zahl anfertigen liess.

Der sekundäre Wirbel ist ursprünglich hyalinknorplig und muss deswegen entweder so, oder in einer höheren Modification als verkalkter Hyalinknorpel resp. Knorpelknochen auftreten. Letzteres ist nun in der That der Fall und somit ist die Deutung als Sekundärwirbel oder intervertebraler Antheil des Wirbels histiologisch vollkommen gerechtfertigt. Allein es lässt sich auch histiogenetisch die Entwicklung aus hyalinem Knorpel nachweisen, indem an den Stellen, die der Chorda oder Wirbelhöhlung am nächsten liegen, da wo in der Photographie (Taf. I Fig. 2) der feine weisse Saum, welcher besonders deutlich im Centrum erscheint, sichtbar ist, verkalkter Hyalinknorpel auftritt. Es muss sich demnach während des Lebens nach innen davon eine dickere oder dünnere Lage hyalinen Knorpels befunden haben. Diese Zusammensetzung des intervertebralen Wirbels aus Knorpelknochen und verkalktem Knorpel nähert denselben am meisten dem der Derotremen. Von diesen habe ich vor Allem Menopoma untersucht und bei diesem Thiere besteht derselbe durchaus aus verkalktem Knorpel. Das war mir um so interessanter, weil, wie ich später mit der genaueren auch bildlichen Darstellung der histiologischen Verhältnisse nachweisen werde, die Basen der Zähne bei Cryptobranchus, nicht dagegen bei den übrigen Fischlurchen dieselben Längsfurchen zeigen, welche den Ichthyosaurenzähnen in charakteristischer Weise zukommen. Für den stammesgeschichtlichen Zusammenhang scheint mir auch dieses Merkmal von hoher Bedeutung.

Werfen wir nun weiter einen Blick auf die in derselben Weise durchschnittenen Wirbel des Nothosaurus, Plesiosaurus und Thecodontosaurus (Taf. I Fig. 4. 6 und 8), so fällt einem sofort die überraschende Thatsache in die Augen, dass der als primärer bezeichnete, amphicoele Wirbel in derselben Weise wie bei Ichthyosaurus vorhanden ist und auf dem Längsschnitt in seiner Begrenzung die zierliche Figur eines Andreaskreuzes zeigt. Die Höhlungen desselben sind ausgefüllt durch eine Masse, die dieselben Lagerungsverhältnisse wie der Intervertebralwirbel zeigt. Dieselbe ist bei Nothosaurus noch leicht ausgehöhlt, bei Plesiosaurus nahezu plan, zeigt dagegen bei Thecodontosaurus (Taf. I Fig. 8) bereits concav convexe Flächen (Gelenkflächen). Scheinbar hat sich also der sekundäre Wirbel fortentwickelt, wie wir das aus den Untersuchungen namentlich Gegenbaur's[1]) von den Sauriern und in einem noch viel grösseren Maasse

1) l. c.

von den höheren Thieren kennen, allein die Bildung des primären Wirbels ist dabei nicht, wie sich das bei den jetzt lebenden, höheren Wirbelthierformen immer mehr geltend macht, unterdrückt, sondern er nimmt an dem Aufbau des Wirbels einen sich gleich bleibenden Antheil. Ein solches Verhältniss findet sich unter den lebenden Sauriern eigentlich nur bei den Ascalaboten. Was die Zusammensetzung dieses dem sekundären Wirbel lebender Amphibien gleichgelagerten Abschnittes betrifft, so ist sie bei diesen Thieren genau dieselbe wie beim Ichthyosaurus, und lässt sich auch bei ihnen an den freien Gelenkenden eine Lage verkalkten Hyalinknorpels nachweisen. Die Verdrängung der Chorda geht bei allen ausgestorbenen Reptilien unzweifelhaft in derselben Weise vor sich, wie bei den jetzt lebenden Amphibien und Reptilien, wobei die Frage aber durchaus nicht erledigt sein soll, ob nicht Elemente der Chorda selber an dem Aufbau des Wirbels theilnehmen. Diese Frage vermochte ich bis jetzt weder im bejahenden, noch im verneinenden Sinne zu lösen. Als durchaus nicht entschieden muss es ferner betrachtet werden, ob sich der vorläufig als sekundärer bezeichnete Wirbelbestandtheil bei den ausgestorbenen Reptilien an demselben Orte, d. h. vom Intervertebralraum aus entwickelt oder nicht. Wir werden alsbald sehen, dass es mit Ausnahme von Ichthyosaurus und wahrscheinlich auch Eosaurus nicht der Fall ist.

Zeigt nun der sekundär genannte, centrale Wirbel nur Wachsthumsunterschiede, so könnte man bei dem Beharren des primären, amphicoelen Wirbels in der gleichen Form leicht zu der Annahme verleitet werden, und ich gestehe, dass ich anfänglich derselben huldigte, dass sich überall dieselben Entwicklungsvorgänge abspielen, dass die gleiche Entstehung nachweisbar ist. Eine Thatsache machte mich jedoch immer wieder stutzig, nämlich die, dass der primäre Wirbel beim Ichthyosaurus aus Knorpelknochen, beim Notho-, Plesio- und Thecodontosaurus dagegen ausnahmslos aus Bindegewebsknochen in mannichfachen Modificationen besteht, eine Thatsache, deren fundamentale Bedeutung doch wohl kaum geleugnet werden kann.

Querschliffe und Querschnitte geben nun bald die nöthige Aufklärung und dadurch wurde dann auch das äussere Aussehen, namentlich der Wirbel von Nothosaurus und Thecodontosaurus, die charakteristische Kreuzfigur, die auf der dorsalen Fläche sichtbar wird und die, wie man bereits seit Langem annahm, von der eigenartigen Einpflanzung der Bogen herrührt, ins klare Licht gestellt. War die Erklärung einmal gefunden, so war es auch ohne eigene Untersuchung, blos auf Grund der ausgezeichneten Abbildungen von R. Owen[1]) möglich, die Stellung der Wirbel der Dicynodonten zu bestimmen. Da die äusseren Charaktere derselben mit denen von Nothosaurus, Plesiosaurus

1) l. c.

und Thecodontosaurus im Wesentlichen übereinstimmen, so muss das Princip im Bau und in der Entstehung ihrer Wirbel dasselbe sein. Wie weit die histiologische Untersuchung dies zu bestätigen vermag, steht dahin. Hoffentlich wird dieselbe, da sie von der höchsten Bedeutung ist, binnen kürzester Frist vorgenommen, wenn man nicht vorziehen sollte, mir selber das kostbare Material behufs eingehenden Studiums zugängig zu machen.

Die Querschnitte zeigen aufs Deutlichste, dass beim Ichthyosaurus (Taf. I Fig. 3), dessen Wirbel genau senkrecht in transversaler Richtung halbirt ist, die Bogen durchaus keinen Antheil an der Bildung der dunklen, centralen und concentrischen Bau zeigenden Knochenmasse des sekundären Wirbels haben, dass dieselben dagegen den übrigen Bestandtheil des Wirbels, den primären, entweder ganz oder zum grossen Theil zusammensetzen. So erklärt es sich denn auch, dass der primäre Wirbel des Ichthyosaurus aus Knorpelknochen gebildet wird, da ja die Bogen immer hyalinknorplig angelegt werden. Anders dagegen bei Plesiosaurus (Taf. I Fig. 7) und ganz besonders bei Nothosaurus (Taf. I Fig. 5). Die Bogenbasen, die bei Notho-, Thecodontosaurus und den Dicynodonten den rauhen Knochenparthien auf der dorsalen Wirbelfläche entsprechen, stehen in continuirlicher Verbindung mit der centralen Wirbelmasse, die wiederum nichts anderes als der vorläufig als secundär bezeichnete Wirbel ist. Sie sind dabei wie von einem Mantel von dem primären Wirbel umgeben, der, da derselbe nicht aus den Bogen, sondern aus dem Perioste seinen Ursprung nimmt, einen anderen histiologischen Charakter, und zwar den des Bindegewebsknochens zeigt. Somit stimme ich für Ichthyosaurus, und wahrscheinlich verhält sich Eosaurus ebenso, der Ansicht Götte's bezüglich des Aufbaues der Wirbel der Amphibien und Saurier, vor allem der Ascalaboten bei, während für den Wirbel von Nothosaurus, Plesiosaurus, Thecodontosaurus und den Dicynodonten die Hypothese Gegenbaur's zur Geltung kommt.

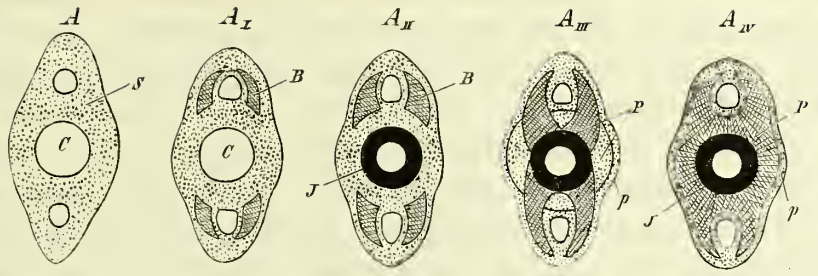
Bietet nun die Wirbelsäule des Ichthyosaurus im Wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie bei den Derotremen, so erscheinen auch die übrigen Organisationen in einem neuen interessanten Lichte, und weisen wie die Wirbel darauf hin, dass den Derotremen nahe verwandte, aber niedriger organisirte Thiere die Ausgangsformen für die jetzt lebenden Amphibien und Saurier sowohl, wie für Ichthyosaurus bildeten, und diese müssen vor allem in der paläozoischen Periode gesucht werden. Ich erwähne den Mangel eines Sternum, welches allerdings, wie bei den Fischlurchen, in hyalinknorpligem Zustande hätte vorhanden sein können, und ferner das Auftreten von Rippen im ganzen Bereiche des Rumpfes, ferner die rudimentären Gelenkfortsätze an den Neurapophysen und die Extremitäten, alles Verhältnisse, die als von den Vorfahren vererbt anzusehen sind und durch die dieselben ausgezeichnet gewesen sein müssen.

Sie sind es ja auch, die gebieterisch gegen ein Zusammenbringen des Ichthyosaurus mit jetzt lebenden Reptilformen sprechen.

Eine wichtige Frage ist jedoch bei der Aufstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ichthyosaurus und niederen Amphibien nothwendig zu erledigen, wenn sich dieselben nicht als ein Phantasiegebilde darstellen sollen. Entsteht der sekundäre Wirbel in derselben Weise, wie bei den jetzt lebenden Amphibien? Bekanntlich geht ja die Differenzirung vom Intervertebralraum aus vor sich und rückt allmählig gegen das Wirbelcentrum vor; dass das auch während der Entwicklung des Wirbels von Ichthyosaurus stattfand, dafür spricht meines Erachtens ein ausserordentlich wichtiger Umstand. Wie bei den amphicoelen Wirbeln jetzt lebender Amphibien, besitzt der sekundäre Wirbel am Rande der Höhlung (Taf. I Fig. 1), also dem Intervertebralraume entsprechend, die grösste Dicke und nimmt von da an gegen das Centrum allmählig an Stärke ab. Darin liegt für mich der grösste Beweis für die Gleichartigkeit der Entwicklung.

Was nun noch die Zusammensetzung des primären Wirbels des Ichthyosaurus betrifft, so möchte ich bereits bei dieser Gelegenheit auf einen merkwürdigen Umstand aufmerksam machen und behalte mir vor, denselben in der Darstellung der histiologischen Verhältnisse ausführlicher zu behandeln. Bei einzelnen Wirbeln hat es den Anschein (Taf. I Fig. 3), als ob der primäre Wirbel nicht durchaus von den Bogen gebildet werde, als ob die Bogenanlagen nicht rings um die Chorda und den sekundären Wirbel gewachsen, sondern discret geblieben seien. Es tritt dann mehr oder minder deutlich das Kreuz der Teleostier und einiger Plagiostomenwirbel zu Tage (Taf. I Fig. 3) und namentlich dort, wo an der Peripherie der Bogenbasen Gefässe eindringen, die allerdings bei einigen Wirbeln fehlen. Bei diesen zeigt aber die Knochenmasse des primären Wirbels im Bereiche der Bogen eine andere Anordnung, als es zwischen denselben der Fall ist. Wenn ich nun auch für diesmal die Frage nach dem Getrenntbleiben der Bogen im primären Wirbel nicht zum Abschluss bringen will, so will ich doch hervorheben, dass, wenn das der Fall ist, die zwischenliegenden Massen wie die Keile zwischen den Knorpelzapfen der Wirbel der Teleostier und einiger Plagiostomen (Carchariden, Lamniden etc.) periostalen Ursprungs sein müssen. Damit wäre dann eine weitere erfreuliche Uebereinstimmung mit dem Bau der Wirbel niederer Amphibien gegeben.

Versuchen wir nun, nachdem sich die Uebereinstimmung der Wirbel des Ichthyosaurus mit denen jetzt lebender Amphibien herausgestellt hat, in kurzen Zügen ein Bild der Entwicklung dieses Typus zu entwerfen.



C. Chordaraum. *S.* Skeletogene Schicht. *B.* Bogen. *J.* Intervertebralwirbel.
P. Primärer Wirbel. *p.* Periostale Massen.

In allen Holzschnitten bedeuten die schraffirten Parthien den Bogenantheil, die punktirten den periostalen Wirbelabschnitt, ausgenommen A und B.

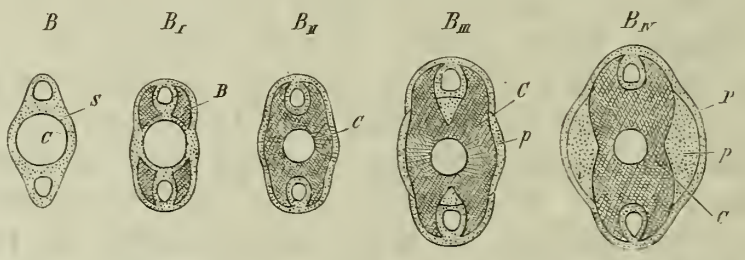
In dem Blasteme der um die Chorda gelagerten und das Centralnervensystem, wie das Haemalrohr umgreifenden, skeletogenen Schicht $A(S)$ entstehen zunächst an der Wand der Neural- und Häemalhöhle die hyalinknorpligen Bogenbasen $A_I(B)$. Bevor sich dieselben durch weitere Hervorbildung von hyalinem Knorpel aus der skeletogenen Schicht unter einander vereinigen und bis an die Chorda vordringen, entsteht in dem Theile, welcher die Rückensaite unmittelbar umgiebt, der hyalinknorplige, sekundäre Wirbel $A_{II}(J)$ und zwar entsprechend den loci minoris resistentiae, beim concentrischen Wachsthum der Neur- und Haemapophysen, an den Rändern derselben, also dem Intervertebralraum entsprechend, früher und sonach in stärkerer Lage. Hat sich nun der sekundäre Wirbel gebildet, so finden zwischen den discreten Bogenanlagen periostale Ablagerungen statt $A_{III}(p)$ und setzen mit diesen den primären Wirbel zusammen. Es ist aber noch die Möglichkeit beim Ichthyosaurus ins Auge zu fassen, dass nach Bildung des sekundären Wirbels die Bogen rings um denselben zur Verschmelzung kommen $A_{IV}(P)$. Ist der Wirbel nun in seinen wesentlichsten Theilen angelegt, wobei mit dem Auftreten der Bogen selbstverständlich die Einschnürung der Chorda, sowie die intervertebrale Erweiterung, der amphicoele Charakter des Wirbels (Holzschnitt pag. 4) gegeben ist, so folgt der Verknöcherungsprozess, ob derselbe nun beide Wirbelbestandtheile, oder einen derselben vollständig oder unvollständig ergreift. Das hängt natürlich davon ab, durch wie viele Zwischenglieder die Form mit der Stammform verbunden ist.

Werfen wir nun die Frage auf, worin liegt es, dass der Wirbel zwei selbständige Knorpelanlagen, Bogen und Intervertebralanlage besitzt, so sehe ich, wie es in meiner Arbeit über fossile Cestracionten [1]) ausführlich dargelegt ist, den Grund in einer von den

1) Morphologisches Jahrbuch. Bd. IV Heft 2.

Crossopterygiern bis zu den Repräsentanten dieses Typus hin stattfindenden Massenzunahme des Blastems der skeletogenen Schicht (*A*) ob dieselbe, wie ich jetzt ergänzend beifügen will, blos den Bogenantheil oder auch den um die Chorda gelegenen Abschnitt oder beide zugleich trifft. Damit werden meiner Ansicht nach verschiedene Ernährungs- und somit auch Gewebsgebiete geschaffen, die ihren Ausdruck in den ungleichzeitigen und selbständigen Differenzirungen finden. Ich nehme also an, dass bereits in der ersten Anlage der Wirbelsäule, beim ersten Auftreten der skeletogenen Schicht in dem Typus, der unter den jetztlebenden Thieren mit den Fischlurchen beginnt und dessen ausgestorbener Repräsentant, abgesehen von den mit den jetzt lebenden Sauriern verwandten Formen, wahrscheinlich Eosaurus, Ichthyosaurus aber gewiss ist, ein Fortschritt gegenüber den Stammeltern dieser Thiere gegeben ist, die das ursprüngliche Merkmal der Tectobranchier, geringe Entwicklung der skeletogenen Schicht bewahrt hatten.

In derselben Weise wie bei dem ersten Typus vermag man sich eine Vorstellung von der Entwicklung der Wirbel im zweiten zu machen, von denen, und das stimmt ja in erfreulichster Weise mit dem Alter der Fundorte, die Dicynodonten (Tapinocephalus, Pareiasaurus, Anthodon, Dicynodon) die niedersten Zustände (amphicoel), Nothosaurus, Plesiosaurus und Thecodontosaurus dagegen höhere Entwicklungsverhältnisse darbieten.



C. Chordaraum. *S.* Skeletogene Schicht. *B.* Bogen. *C.* Centraler Wirbel. *p.* Periostaler Wirbel. *P.* Periost.

Wie immer, so kommt auch bei dem zweiten Typus zuerst die Masse der Bogen zur Entwicklung, B_I, allein statt einer Differenzirung eines Knorpels in unmittelbarster Umgebung der Chorda und rings um diese herum, entwickeln sich die Bogen in das um die Rückensaite gelagerte Blastem der skeletogenen Schicht, umgreifen dieselbe und verschmelzen mit einander, B_{II}. So entsteht der dem sekundären Wirbel des ersten Typus gleich gelagerte und ebenfalls eine hyalinknorpelige Grundlage aufweisende, centrale Abschnitt, so die Einschnürung der Chorda und der amphicoele Wirbel, wie

ihn die Dicynodonten zeitlebens zeigen. Nur gegen den Boden des Rückenmarks und Hämalcanales bleiben die Bogen getrennt, B_{III}, und in diese Zwischenräume und an den Seitenflächen $B_{III}p$ entwickeln sich mit dem Wachsthume der Bogen die periostalen Ablagerungen, die sich in der Form der Bindegewebsknochen geltend machen. So kann es nicht überraschen, dass auf dem Längsschnitt dieselbe Kreuzfigur des primären und sekundären Wirbels erscheint, die den Ichthyosaurus vor allem in so charakteristischer Weise auszeichnet. Dabei ergiebt sich aber ein fundamentaler Unterschied Der sekundäre oder Intervertebralwirbel des Ichthyosaurus und der jetzt lebenden Amphibien ist trotz der gleichen histiologischen Zusammensetzung nicht homolog dem centralen Theile des Wirbels der Dicynodonten, sondern er ist entweder dem ganzen oder mindestens dem Bogenantheile des primären Wirbels gleich zu setzen, ist selbst primärer Wirbel. Somit kann die Bildung desselben auch unmöglich vom Zwischenbogen- und Intervertebralraume ausgehen, sondern nur vom Wirbelcentrum. Ferner wird bei einer Verdrängung der Chorda in der Wirbelhöhlung, wie das namentlich Notho- und Plesiosaurus schön zeigen, die Ausfüllung derselben allmählig vom Centrum gegen die Peripherie vor sich gehen (Taf. 1, Fig. 5. 6). Der auf dem Längsschnitt als primärer Wirbel imponirende Theil ist dagegen zeitlich, also entwicklungsgeschichtlich betrachtet, der sekundäre und nur dem periostalen Antheile des Wirbels der lebenden Amphibien, resp. des Ichthyosaurus homolog. Somit ergiebt sich auf das Klarste die Eigenartigkeit dieses Typus.

Es fragt sich nun aber, ob dieser Typus bei allen Repräsentanten die gleichen Verhältnisse darbietet. Ich muss gestehen, dass ich in dieser Beziehung, vorausgesetzt, dass die ausgezeichneten Abbildungen R. Owen's[1]) namentlich in den Durchschnitten überall ein getreues Bild des feineren Baues der Knochen geben, einige Zweifel hege. Anthodon serrarius (Taf. LXX, Fig. 2) und Dicynodon pardiceps (Taf. XXXV, Fig. 3) möchten wohl im Wesentlichen bezüglich des Getrenntseins der peripheren Theile der Bogen und des tiefen Hineindringens periostaler Keile und somit des Entstehens der Kreuzfigur auf dem senkrechten Längsschnitt damit übereinstimmen, damit soll aber nicht gesagt sein, dass diese beiden trotz ihrer amphicoelen Wirbel Vorläufer der Geschlechter Notho- und Plesiosaurus gewesen seien. Betrachtet man aber Owen's Schnittfiguren von Pareiasaurus bombidens (Taf. V, Fig. 4) und Tapinocephalus Atherstoni (Taf. LIII, Fig. 5), so bemerkt man keine Spur der Kreuzfigur und, die Richtigkeit der Zeichnung vorausgesetzt, wäre das Bild nur durch eine vollständige Verschmelzung der Neurapophysen einer-, der Haemapophysen andererseits, bis nahe an die Peripherie mit nur dünnen periostalen Ablagerungen an der Ober- und Unterfläche, dagegen (siehe

1) l. c.

Quart. Journ. of geol. Society Vol. XXXII, Taf. V, Fig. 9, senkrechter Transversalschnitt) mit starken an der Seite $B_{IV}p$ zu erklären. Es bedarf aber noch einer genauen mikroskopischen Analyse der Dicynodontenwirbel, um nach den hier eröffneten Gesichtspunkten zur völligen Klarheit über den Bau und die Entwicklung dieser Wirbel und somit der Stammesgeschichte ihrer Träger und deren Stellung im Systeme zu kommen. Bestätigt sich die von mir angenommene Unterordnung unter den eigenartigen Typus, dem Notho-, Plesio- und Thecodontosaurus folgen, bei welch ersteren die übrigen Organisationen, die Extremitäten, die Rippen, die ventralen Knochen, der Mangel eines knöchernen Sternum auf eine tiefstehende Stammform hinweisen, so erscheinen die Aehnlichkeiten im Bau der Zähne, des Beckens etc. mit denen der gleichen Gebilde bei lebenden Reptilien, resp. Vögeln und Säugethieren als hervorgerufen durch Anpassung an gleiche Lebensbedingungen.

Ich will nun zum Schluss hervorheben, dass ich zur Erklärung des Entstehens dieses eigenartigen Typus annehme, dass bei der ersten Anlage der Wirbelsäule die Entwicklung der skeletogenen Schicht sowohl im Bereiche der Chorda, als im Bereiche des neuralen und häemalen Rohres eine geringfügige war (*B*), so dass bei einem Wachsthum der differenzirten, knorpligen Bogen alsbald das Gewebe in unmittelbarster Umgebung der Rückensaite in ihre Bildung einbezogen wurde. Dies angenommen, so würde diese Form als älteste und am frühzeitigsten abgezweigte dastehen, und es käme nun vor allen Dingen darauf an, wozu ich bisher nur die ersten einleitenden Schritte, die allerdings Merkwürdiges genug ergaben, thun konnte, die Wirbel der ausgestorbenen Amphibien, namentlich aus der paläozoischen Periode zu untersuchen. Ich halte mich überzeugt, dass es gelingen wird, die Ausgangspunkte der jetzt lebenden Amphibien und der ausgestorbenen sowohl, wie lebenden Reptilien genau zu fixiren.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Figur 1.

Senkrechter Längsschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Ichthyosaurus. Posidonienschiefer Hottwyl (Museum Zürich). Die Wirbelhöhlung als Imitation der Chorda mit Gestein gefüllt.

Figur 2.

Senkreckter Längsschnitt seitwärts von der Mitte eines Wirbels von Ichthyosaurus. Boll Würtemberg (Museum München).

Figur 3.

Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Ichthyosaurus (Museum Berlin).

Figur 4.

Senkrechter Längsschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Nothosaurus mirabilis. Oberer Muschelkalk Vogesen (Museum Zürich).

Figur 5.

Senkrechter Querschnitt durch den vorderen Theil eines Wirbels von Nothosaurus. Oberer Muschelkalk Saarlouis (Museum Zürich).

Figur 6.

Senkrechter Längsschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Plesiosaurus. Unterer Lias Lyme Regis (Museum München).

Figur 7.

Senkrechter Querschnitt nahe der Mitte eines Wirbels von Plesiosaurus. Unterer Lias Lyme Regis (Museum München).

Figur 8.

Senkrechter Längsschnitt durch die Mitte eines Wirbels von Thecodontosaurus. Zone der avicula contorta. Ilminster. (Museum München).

II.

Ueber die Verwandtschaft zwischen Haien und Rochen.

Am Schlusse meiner Arbeiten über die fossilen Squatinae[1]) hob ich hervor, dass der von den Zoologen angenommene Uebergang der Meerengel von den Haien zu den Rochen oder umgekehrt noch durch bessere Beweise gestützt werden müsse, und dass es mir zunächst noch nicht möglich sei, aus dem Baue und der Entwicklungsgeschichte der Wirbel eine solche wichtige Verbindung der beiden Hauptordnungen der Elasmobranchii zu statuiren.

Es lässt sich nun freilich nicht von der Hand weisen, dass die äusseren Formverhältnisse der Squatinae und der Squatinorajidae in merkwürdigster Weise übereinstimmen, dass ferner auch im inneren Baue, wie z. B. beim Flossenskelette, dessen Klarlegung wir ja vor allem den ausgezeichneten Untersuchungen Gegenbaur's[2]) verdanken, Verhältnisse vorhanden sind, die Squatina als eine Uebergangsform von den Haien zu den Rochen erscheinen lassen. Auf der anderen Seite finden sich aber doch auch Unterschiede, die, wie Gegenbaur ganz richtig hervorhebt, eine direkte Verwandtschaft ausschliessen. Ich erinnere an den gänzlichen Mangel der Basalecke an dem Orbitaltheile des Schädels bei den Rochen und an die daraus folgenden Gestaltänderungen desselben, an das Vorhandensein des Schädelflossenknorpels, von dem nachgewiesen wurde, dass derselbe sein Homologon in einem nur den Notidaniden zukommenden, aber bei Squatina und den übrigen Haien fehlenden Fortsatz der Ethmoidalregion findet. Ich erinnere ferner an das Verhalten des Hyomandibulare und des Hyoidstückes bei den Squatinorajidae, das sich nicht in direkter Linie von den bei den Squatinae vorkommenden Verhältnissen ableiten lässt, denn Torpedo wird man doch schwerlich als eine Mittelform zwischen Meerengeln und Hairochen betrachten können.

---

[1]) Morphologisches Jahrbuch, Bd. II u. III.

[2]) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 1867.

Ist es nun gestattet, aus unserer derzeitigen Kenntniss des Gesammtbaues der beiden Ordnungen der Elasmobranchii einen Schluss zu ziehen, so glaube ich, kann derselbe nicht anders als in folgenden Worten ausgedrückt werden:

Die Rochen haben sich aus Haien entwickelt, die mit den Familien Notidanus, Spinax, Scymnus und Pristiophorus näher verwandt waren, als mit den übrigen. Die Squatinae und Squatinorajidae besitzen gemeinsame Stammformen.

Die Richtigkeit dieser Sätze ergiebt sich in vollem Maasse aus meinen bisherigen Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Wirbel, sowohl der lebenden, wie der fossilen Plagiostomen, und wenn dieselben wegen des ungemeinen Formenreichthums, den namentlich auch die Rochen in früheren Erdperioden aufzeigten, auch noch lange nicht abgeschlossen sind, so glaube ich doch dieselben in folgender Weise erweitern zu dürfen:

Die Trennung der Rochen von den Haien fand schon in der paläozoischen Periode statt und lassen sich die Verbindungsglieder der Meerengel und Hairochen zur Zeit nicht über die Kreideperiode hinaus nachweisen.

Das reiche, mir in so liberaler Weise von Herrn Dupont zur Verfügung gestellte Material der Brüsseler Sammlungen war es vor Allem, welches mich diese Ueberzeugung gewinnen liess, und glaube ich in den Wirbeln aus der oberen Kreide von Ciply Formen gefunden zu haben, die wohl geeignet sind, den verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen Squatina und den Squatinorajidae klar zu legen, klarer wenigstens, als es meiner Ansicht nach durch die bisherigen Untersuchungen an lebenden Formen geschehen konnte. Sollten nun auch die durch die Untersuchung dieser Wirbel gewonnenen Resultate in Zukunft sich als nicht vollkommen stichhaltig erweisen und Modificationen mehr oder weniger wesentlicher Art erfahren, nun so glaube ich doch, dass durch die folgenden Zeilen klar gelegt wird, dass die histiologische Untersuchung fossiler Wirbel ein nothwendiges Erforderniss für die Beurtheilung stammesgeschichtlicher Fragen ist.

Vor allen Dingen wäre wohl eine kurze Darstellung des Wesentlichen im Baue der Meerengel und der Squatinorajidae, welch letztere mit Bezug auf die Einzelheiten Gegenstand einer besonderen Abhandlung werden sollen, vorauszuschicken. Wiederhole ich dabei Bekanntes und bereits ausführlich Dargelegtes, so ist es doch zum Verständniss des Folgenden nicht überflüssig, und gerade einzelne Punkte dürften noch schärfer hervorgehoben werden, als es in meinen früheren Arbeiten[1]) geschehen ist.

[1]) l. c.

Die Wirbel der lebenden sowohl, wie der fossilen Meerengel (Taf. II, Fig. 1 u. 2) bestehen bekanntlich aus concentrisch um den centralen Doppelkegel herumgelagerten Lagen von abwechselnd hyalinem und verkalktem hyalinen Knorpel, die bis an ersteren heran von zahlreichen Gefässkanälen mit verkalkten Wänden durchsetzt sind. Faserknorpel findet sich nirgends, sondern nur hyaliner, und dieser Umstand beweist, dass wir es mit einer hoch entwickelten und verhältnissmässig jungen Haiform zu thun haben, da in den Wirbelsäulen der ältesten Faserknorpel vorherrschend ist und zwar desto mehr, je mehr sie den Stammformen genähert sind. Dass auch bei den fossilen Squatinae in den durch Gesteinsmasse ausgefüllten Zwischenräumen zwischen den verkalkten Lagen sich im Leben Hyalinknorpel befand, das beweisen die gewaltigen Wirbel erwachsener Thiere aus der Molasse, bei denen die Hyalinknorpellagen im Centrum auf weite Strecken verkalkt erscheinen. Dabei wird jedoch die so charakteristische, radiäre Anordnung der Zellen und dem entsprechend das besondere Lichtbrechungsvermögen gegenüber dem der ursprünglich verkalkten Schichten beibehalten. Dazu gesellt sich noch bei Erwachsenen eine in Gestalt discreter Plättchen auftretende Oberflächenverkalkung, welche auf die Bogen übergreift. Diese sind aufs Innigste mit dem Wirbelkörper verbunden nnd umfassen denselben (Taf. II, Fig. 1). Hervorheben will ich dann noch, dass während die Zellen der concentrischen, hyalinen Knorpellagen radiär, die Zellen der um den Wirbelkörper herumgreifenden Bogen oder der fortsatzbildenden Schicht concentrisch angeordnet sind.

Diese Thatsache scheint mir mit Bezug auf die Entwicklung der Wirbel, der ich in letzterer Zeit etwas eingehender meine Aufmerksamkeit widmen konnte, nicht ganz unwichtig zu sein und hängt meiner Ueberzeugung nach mit der vorwiegenden Wachsthumsrichtung der beiden Hauptbestandtheile, des eigentlichen, concentrisch geschichteten Wirbelcentrums und der fortsatzbildenden Schicht, des Bogenantheils zusammen, von denen jener ein radiäres, excentrisches, dieser ein namentlich in dorsoventraler Richtung, der Richtung der Längsaxen der Zellen entsprechendes, concentrisches Wachsthum zeigt. Das Wirbelcentrum wächst durch an der Peripherie erfolgende Ablagerungen von concentrischen, abwechselnden Lagen hyalinen und verkalkten Knorpels, während die mit den Bogen zusammenhängende, fortsatzbildende Schicht durch quere Theilung der Zellen und Ausbildung neuer Intercellularsubstanz zwischen den Tochterzellen mit dem Wachsthum des Centrums gleichen Schritt hält. Die Oberflächenverkalkung leistet dabei keinen Widerstand, denn da dieselbe von getrennten Platten gebildet wird, so können diese durch das Wachsthum der tieferen Schichten auseinandergedrängt werden, oder, wie es thatsächlich der Fall ist, die Platten wachsen in gleichem Maasse durch Verkalkung des zwischen ihnen proliferirenden Gewebes.

Was nun das Wachsthum des eigentlichen, innerhalb der rudimentären elastica

externa gelegenen Wirbelkörpers betrifft, so scheint mir dasselbe vor allem unter dem direkten Einflusse der eindringenden Gefässe vor sich zu gehen, und glaube ich darüber Folgendes mit Bestimmtheit ausfindig gemacht zu haben:

Der Bildung einer Verkalkungszone geht immer die Proliferation der Zellen der peripheren Hyalinknorpellage und damit die Dickenzunahme dieser Schicht, sowie die Bildung einer Verkalkung in der Umgebung der radiär eindringenden Gefässe voran. Die periphere, unter der äusseren elastischen Membran, resp. unter den Bogenbasen gelegene Schicht hyalinen Knorpels zeichnet sich gegenüber den zwischen den verkalkten Lagen befindlichen, durch dichteres Zusammenliegen der Zellen und geringfügigere Entwicklung der Zwischenzellsubstanz aus. Mit dem Dickenwachsthum der Schicht rücken die centralen Zellen derselben nach der Theilung immer mehr auseinander und zwar durch Absonderung der Intercellularsubstanz. Sie gewinnt somit dort mit den radiär gestellten Zellreihen immer mehr das Aussehen der zwischen den Verkalkungsringen liegenden Massen. Hat nun diese innere Lage der peripheren Knorpelschicht eine gewisse Dicke erreicht, welche von dem stärkeren Kaliber der Gefässe und des Ernährungsstromes abhängt, der entsprechend der grösseren Dicke der radiären Kanäle an der Peripherie stärker sein muss, als in den im Centrum gelegenen und zuerst gebildeten Kanälen, dann beginnt, und zwar von der Verkalkung in der Umgebung der radiär eindringenden Gefässe ausgehend, die Ossification. Zuerst tritt sie an den Seiten, wo die meisten Gefässe liegen, auf, dann zwischen den Bogenbasen, und zwar den Kanälen entsprechend anfangs getrennt, bis schliesslich die von den einzelnen Gefässen ausgehenden und sich vorschiebenden Verkalkungen sich berühren und mit einander verschmelzen. Das geschieht zuletzt unter den Basen der Bogen. Es findet also eine discrete Bildung der concentrischen Kalklagen statt, ähnlich wie bei Selache[1]) mit dem Unterschiede jedoch, dass bei diesem Thiere die radiären Verkalkungen von aussen nach innen, bei der Squatina aber umgekehrt von innen nach aussen vordringen. Die Neur- und Haemapophysen betheiligen sich nicht in gleichem Maasse an dem Wachsthum, wie die die Seitenflächen des Wirbelkörpers bedeckenden Massen der fortsatzbildenden Schicht. Somit bilden die Bogen gleichsam ein Wachsthumshinderniss, und darin mag das Wachsthum in die Breite, wie es den Wirbeln der Meerengel eigenthümlich ist und mit dem Alter immer mehr zunimmt, begründet sein. Dieser Wachsthumsunterschied manifestirt sich auch in der geweblichen Zusammensetzung des Bogenknorpels. Die Intercellularsubstanz ist viel reichlicher, die Zellen liegen somit weiter auseinander gerückt und bilden namentlich an älteren Wirbeln Gruppen. Die Bogen wachsen an der Peripherie und zwar an der Aussen-, der Innenfläche und an der

[1]) Morphologisches Jahrbuch, Bd. IV., Supplement.

Spitze, somit auch an den Rändern der dem Wirbelkörper aufsitzenden basalen Fläche, nicht aber an dieser selbst. Damit erklärt sich ihre Längen- und Dickenzunahme, während dagegen das Breitenwachsthum der von ihnen umschlossenen Höhlen auf passivem Wege, durch das Auseinanderschieben derselben, in Folge des Breitenwachsthums des Wirbelkörpers zu Stande kommt. Diese Entwicklung findet ihren Ausdruck darin, dass an den wachsenden Flächen die Knorpelzellen dichter gedrängt, rundlich und in der Theilung begriffen weit mehr den Charakter eines in der Bildung begriffenen embryonalen Knorpels tragen.

Wenden wir uns nun zu dem Baue der Wirbel der Squatinorajidae, so glaube ich vorausschicken zu müssen, dass Rhinobatus und Rhynchobatus meiner Ansicht nach die ältere Form darstellen, während Pristis die abgeleitete ist. Somit wäre die erste Gruppe und in ihr wieder die Gattung Rhinobatus die stammesgeschichtlich wichtigere. Der Beweis für diese Ansicht liegt meines Erachtens darin, dass die Bogen bei ihr vier discrete Stücke darstellen und den eigentlichen Wirbelkörper niemals umwachsen, während letzteres dagegen bei Pristis der Fall ist.

Ich will mich nun nicht bei einer detaillirten Schilderung der Formen und des Baues der Wirbel der Squatinorajidae aufhalten, sondern diese im Zusammenhange mit der Darstellung der fossilen Repräsentanten in einer besonderen Abhandlung geben. Ich will hier nur soweit darauf eingehen, als es mir von stammes- und entwicklungsgeschichtlichem Interesse zu sein scheint. Ich möchte dabei Folgendes an die Spitze stellen, und das ist zum Theil als unterscheidendes Merkmal gegenüber den Trygones und Myliobatides, bei denen sehr ähnliche Verhältnisse im Baue vorliegen, von Wichtigkeit.

Die Entwicklung des eigentlichen Wirbelkörpers geht wie bei den Squatinae unter der direkten Einwirkung eindringender Gefässe und ohne wesentliche Betheiligung der Bogenanlagen, durch Hülfe einer auf dem Wirbelcentrum und unter den discreten oder zusammenhängenden, den Wirbelkörper umgreifenden Bogen befindlichen Schicht vor sich. Das Wachsthum geschieht dabei unter Bildung regelmässiger, concentrischer, um den centralen Doppelkegel gelagerter Schichten.

Das Auftreten der Gefässe, sei es in den Basen der Bogen wie bei Rhinobatus, sei es an der ganzen Peripherie des Wirbelkörpers, innerhalb der fortsatzbildenden, den Bogen angehörenden Schicht, wie bei Pristis, ist das charakteristische Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Stachel- und Adlerrochen, allein das Verhalten der Gefässe bildet auch ein unterscheidendes Merkmal gegenüber den Squatinae. Während bei diesen gleich nach der Bildung des centralen Doppelkegels die Gefässe in radiärer Richtung das Gewebe, aus dem sich die concentrischen Lagen verkalkten und hyalinen

Knorpels entwickeln, durchdringen, ist das bei keinem der Squatinorajidae der Fall. Ob sie innerhalb der discreten Bogenbasen oder rings um den Wirbelkörper, innerhalb des centralen Theiles der fortsatzbildenden Schicht verlaufen, immer sind dieselben der Oberfläche des eigentlichen Wirbelkörpers parallel gerichtet und ziehen der Längsaxe des Körpers entsprechend von vorne nach hinten. Dabei tritt aber auch hier wieder die charakteristische Erscheinung an im hyalinen Knorpel verlaufenden Gefässen, also des vaskularisirten Knorpels, zu Tage, dass in der Umgebung der Gefässwände die Intercellularsubstanz verkalkt. In wie weit nun dieser Verlauf der Gefässe den Unterschied im Aufbau des eigentlichen Wirbelkörpers bei den Squatinae und den Squatinorajidae beeinflusst, vermag ich nicht zu sagen. Thatsache ist nur, und das zeigen die fossilen Repräsentanten (Taf. II, Fig. 7), die, namentlich was Pristis betrifft, von gewaltiger Grösse gewesen sein müssen, aufs Allerschönste, dass das Wirbelcentrum aus aufeinander folgenden, bald stärkeren, bald schwächeren concentrischen Lagen verkalkten Hyalinknorpels besteht. Derselbe ist dadurch charakterisirt, dass die Zellen in regelmässigen Abständen von einander, einzeln in die sparsame, verkalkte Intercellularsubstanz eingebettet liegen, während sie bei Squatina gruppenweise zusammengelagert erscheinen können. Die bald dünneren, bald dickeren concentrischen Lagen bieten dadurch Unterschiede dar, dass die Zellen einer Schicht kleiner, in der darauffolgenden grösser sind, und so wechselt es ab. Bei den fossilen Wirbeln lässt sich das an den grösseren und kleineren, mit Gesteinsmassen gefüllten oder leeren Zellhöhlen erkennen.

Das Wachsthum des Körpers, ganz abgesehen von dem Bogenantheil des Wirbels, welches dieselben wesentlichen Entwicklungserscheinungen darbietet, wie bei den Meerengeln, geht nun in folgender Weise vor sich:

Bei Rhinobatus liegt unter den die longitudinal verlaufenden Gefässe enthaltenden Bogenbasen und an den Seitenflächen unter dem Perichondrium, bei Pristis unter der in der ganzen Ausdehnung der Peripherie des Wirbelkörpers von Gefässen durchsetzten fortsatzbildenden Schicht, wie bei den Squatinae eine Zellmasse, die den Charakter embryonalen Knorpels trägt. Die centralen und dem Wirbelkörper am nächsten gelegenen Schichten bilden sich zu Hyalinknorpel aus, dessen Intercellularsubstanz nach Art der perichondralen Knochenbildung um jede einzelne Knorpelzelle herum in demselben Maasse verkalkt, wie die Bildung des gleichmässig über den Wirbelkörper verbreiteten Blastems zu bald stärkeren, bald schwächeren Lagen hyalinen Knorpels vor sich geht. Aus welchen Gründen nun abwechselnd bald stärkere, bald schwächere, bald klein-, bald grosszellige concentrische Lagen gebildet werden, deren Verkalkung dann die concentrische Schichtung des Wirbelcentrums bedingt, vermag ich nicht zu erklären. Dass das in den Gefässen strömende Blut dabei eine Hauptrolle spielt, möchte

wohl unzweifelhaft sein, sei es nun, dass in Intervallen ein stärkerer oder concentrirterer Ernährungsstrom hindurchgeleitet wird, sei es, dass abhängig von der Nahrung in bestimmten Zeitabschnitten die Beschaffenheit der durch die Gefässwände dringenden Ernährungsflüssigkeit des Blastems, aus dem der Wirbelkörper wächst, sich ändert. Der vergleichenden Physiologie ist, wie man sieht, ein weites Beobachtungsfeld vorbehalten.

Habe ich nun so, wie ich glaube, die Uebereinstimmung des Wesentlichen im Baue und in der Entwicklung der Wirbel der Squatinae und der Squatinorajidae klar gelegt, so fragt es sich, ob Zwischenformen vorhanden sind oder vorhanden waren, und ob sich dann schliesslich bezüglich der Stammesgeschichte nähere Anhaltspunkte ergeben.

Was den ersten Punkt betrifft, so glaube ich so glücklich zu sein, eine solche Zwischenform in Wirbeln aus der oberen Kreide (Ciply), die dem Brüsseler Museum angehören und die ich, wie so Vieles, der Güte des Direktors, Herrn Dupont, verdanke, gefunden zu haben. Die Wirbel nähern sich in ihrer äusseren Form (Taf. II, Fig. 6) mehr den runden Wirbeln von Rhinobatus, als den oblongen von Squatina oder den runden, aber ungemein schmalen Wirbeln von Pristis (Taf. II, Fig. 8 u. 9). Auch lässt sich in ihnen noch ein Verhalten der Bogen nachweisen, wie es bei Rhynchobatus und Rhinobatus vorkommt. Es müssen discrete Haem- und Neurapophyen vorhanden gewesen sein, wie man namentlich bei der Betrachtung der Wirbelhöhlung an den abgeplatteten Flächen, der etwas eckigen Gestalt erkennt (Taf. II, Fig. 6), die sich niemals bei den Wirbeln findet, an denen die Bogen (Pristis) rings herumgreifen. Die Ränder des Doppelkegels, die bei Pristis sehr breit und aufgeworfen sind (Taf. II, Figur 9), erscheinen viel schmäler und ragen nicht über das Niveau der Seitenfläche hervor (Taf. II, Fig. 4). Ein sehr überraschendes Bild bietet ein solcher Wirbel auf dem Querschnitt oder Querschliff (Taf. II, Fig. 5). Um den centralen Doppelkegel lagert sich eine Schicht verkalkten Knorpels, wie wir ihn an den Wirbeln der Squatinorajidae auftreten sehen, die ohne jeglichen Zwischenraum, welcher auf die Anwesenheit hyalinen Knorpels während des Lebens hinweisen könnte, die Andeutung der Zusammensetzung aus zwei concentrischen Lagen von nahezu gleicher Dicke zeigt. Bis an, und an einer Seite sogar ein wenig in die periphere Parthie derselben hinein dringen, wie bei Squatina, radiäre Gefässe, welche jedoch, wie sich bei Betrachtung des Querschnittes aus dem offenen, quer durchschnittenen Lumen ergiebt, an der Grenze dieser verkalkten centralen Masse in den Längsverlauf übergehen. Darauf folgen anfänglich durch sehr schmale, dann durch breitere Zwischenräume, die wie bei Squatina im Leben von hyalinem Knorpel ausgefüllt gewesen sind, getrennte concentrische Lagen verkalkten Knorpels von demselben Aussehen, wie bei den lebenden und fossilen Meerengeln.

Das compakte, wie bei den Squatinorajidae gebaute Centrum des Wirbelkörpers löst sich allmählich in die Lagen des Squatinawirbels auf. Ich glaube das Zwischenglied lässt nichts zu wünschen übrig.

Dabei frägt sich nun aber, welche Bildungsweise ist als die primäre, von den Voreltern übernommene anzusehen, die, welche die Wirbel der Meerengel, oder die, welche die Wirbel der Squatinorajidae zeigen. Man könnte, da der centrale Theil des Wirbelkörpers zuerst gebildet wird, versucht sein von vornherein anzunehmen, dass die Entwicklungsweise der Wirbel der Hairochen das Primäre, der Zustand, wie er bei den Meerengeln auftritt, das Abgeleitete darstellt, allein ich glaube, es wäre das ein Fehlschluss. Einmal steht einer solchen Ansicht die Thatsache entgegen, dass compakte Verkalkungen rings um den Doppelkegel, wie es bei den Hairochen der Fall ist, immer Zeichen einer höheren Differenzirung sind, denn die ältesten und den Stammformen am nächsten stehenden Plagiostomen besitzen entweder gar keine oder nur schwache Andeutungen von an den Doppelkegel sich anschliessenden verkalkten Knorpelmassen (Cestracion, Schwanzwirbel von Heptanchus, Scyllium, Pristiophorus, Spinax und Scymnus) und dann tritt bei keiner einzigen Haiform unter dem Einflusse eindringender Gefässe in der Weise, wie bei den Squatinorajidae, eine Verkalkung um den Doppelkegel auf. Dagegen finden wir bei Pristiophorus, wie ich in späteren Abhandlungen weiter auszuführen im Stande sein werde, ein Verhalten, wie es den Wirbeln der Squatinae zu Grunde liegt, nämlich eine concentrisch um den Doppelkegel gelagerte und von ihm durch eine breite Knorpelschicht getrennte Verkalkungszone. Dabei zeigt die Histiologie des Wirbels, dass es sich um eine uralte, auf gleicher Stufe mit Cestracion stehende Form handelt. Ich meine daher, da für mich eine Entwicklung der Haie aus den Rochen unannehmbar ist, dass den Meerengeln und Hairochen eine Stammform zu Grunde liegt, welche durch stärkere Massen hyalinen Knorpels getrennte, concentrische Lagen verkalkten Knorpels, mit sparsamen, in radiärer Richtung hineindringendem Gefässen zeigte. Die Bogen werden dabei das ursprüngliche Verhalten, das Auftreten als discreter, nicht um den Wirbelkörper herumgreifender Stücke gezeigt haben. Aus dieser Form, die in ihrem äusseren Habitus gewiss mehr die Haiform bewahrte, als es bei den jetzigen Meerengeln der Fall ist, und der wahrscheinlich der jetzt lebende Pristiophorus sehr nahe steht, hat sich dann mit dem Auswachsen der Bogen, mit dem zahlreichen Hineindringen der Gefässe, Squatina, durch eine Aenderung im Verlauf der Gefässe und damit Hand in Hand gehender Ausbildung der compakten, concentrischen Lamellen Rhinobatus und Rhynchobatus und aus diesen dann wieder Pristis entwickelt.

Einer solchen Stammform oder einem derselben nahestehenden Thiere möchte wohl ferner der Wirbel, den ich in meiner ersten Abhandlung über die fossilen

Squatinae[1]) ebenfalls aus der oberen Kreide von Ciply beschrieben habe und der dem Museum in München angehört, zukommen. Die Form der Wirbelhöhlung stimmt mit der des vorhin beschriebenen (Taf. II, Fig. 6) im grossen Ganzen überein und zeigt die Spuren der Anlagerung der discreten Bogenbasen. Der Querschnitt (Taf. II, Fig. 3) zeigt, wie bereits früher beschrieben, die Aufeinanderfolge der concentrisch um den Doppelkegel gelagerten Verkalkungszonen, allein mit dem Unterschiede gegenüber gleich grossen Squatinawirbeln, dass dieselben sowohl im Centrum, wie an der Peripherie durch viel grössere Zwischenräume getrennt und ausserordentlich viel sparsamer von radiären Gefässcanälen durchsetzt wurden. Damit mag dann auch die Discontinuität der concentrischen Lamellen (Taf. II, Fig. 3) im Centrum zusammenhängen.

[1]) Morphologisches Jahrbuch, Bd. II, Taf. XXX, Fig. 3.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Figur 1.

Querschnitt durch einen Schwanzwirbel einer erwachsenen Squatina.

Figur 2.

Querschliff eines fossilen Squatinawirbels aus dem Crag von Antwerpen (Musée d'histoire naturelle. Brüssel).

Figur 3.

Querschliff durch die Mitte einer Wirbelhälfte aus der oberen Kreide (Ciply) (Museum München.

Figur 4.

Seitenansicht eines Wirbels aus der oberen Kreide (Ciply) (Musée d'histoire naturelle. Brüssel). Zwischenform zwischen Squatina und den Squatinorajidae.

Figur 5.

Querschliff durch einen gleichen Wirbel.

Figur 6.

Flächenansicht desselben Wirbels.

Figur 7.

Querschnitt durch die Mitte eines fossilen Pristiswirbels aus der Molasse Baltringen (Museum Freiburg).

Figur 8.

Flächenansicht eines fossilen Pristiswirbels aus der Molasse Harbetshofen. Allgäu (Museum München).

Figur 9.

Seitenansicht desselben Wirbels.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Fig. I.

Fig. II.

Fig. III.

Fig. IV.

Fig. V.

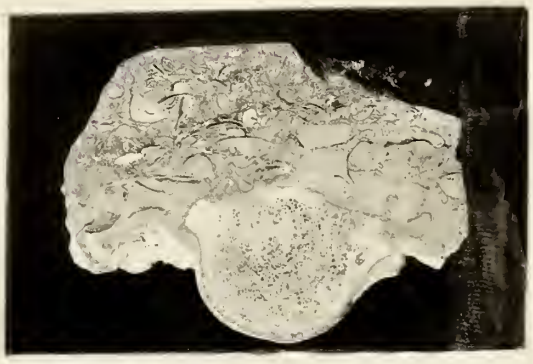


Fig. VI.

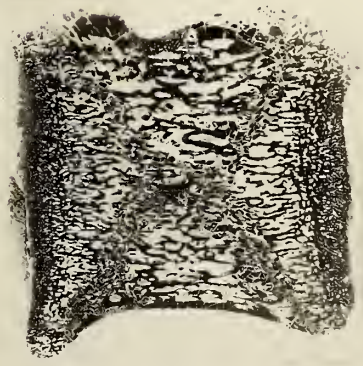


Fig. VII.

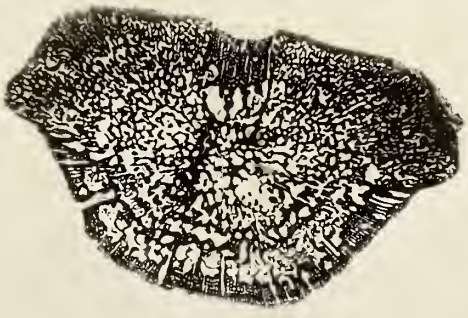
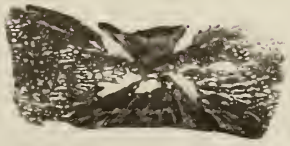


Fig. VIII.



Lichtdruck des Berl. Phototyp. Inst. Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.

Fig. 1.

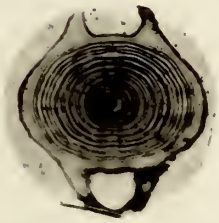


Fig. 2.

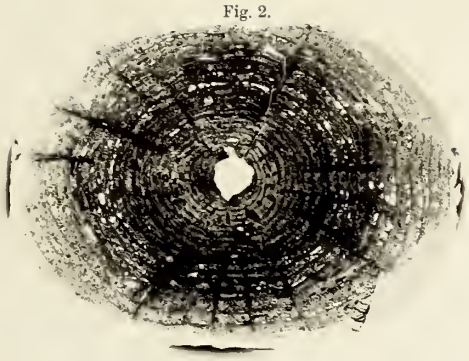


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

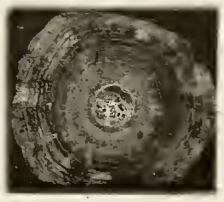


Fig. 6.

Fig. 7.

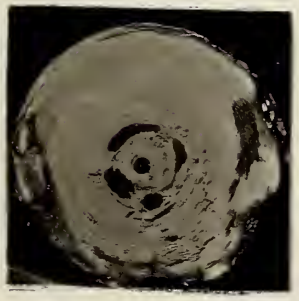


Fig. 8.

Fig. 9.

Lichtdruck des Berliner Phototyp. Instituts.

Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.